

ツトガ *Ancylomia japonica* ZELLER の胚子発生

III. 胸部体節形成～胚子の短縮

田 中 正 弘

岐阜市長良福光 818

The embryonic development of *Ancylomia japonica* ZELLER
III. From thoracic segmentation to shortening of the embryo

MASAHIRO TANAKA

筆者は前報*で、ツトガの胚子発生につき、受精から顎部体節形成までを述べた。本報では、胸部体節形成から胚子の短縮までを8のステージに分け、各ステージにおける卵の発育状態を述べる。

本論に入るに先だち、ご助言とご校閲をたまわった東京教育大学理学部営平生物実験所の安藤裕博士にお礼申し上げる。

結 果 と 考 察

材料および方法については、第1報で述べたので、ここでは省略する。

ステージの番号と図および表の番号は前報からの続き番号である。

ステージ 8 胸部体節形成期

胚子の伸長は著しく目立ち、大腮節の前方(将来の前大腮節)ではほぼ直角に彎曲し、尾端部でも著しく彎曲しているため、胚子の断面は6字形である。頭葉は両側にやや開き、中間部分(前大腮部分)で背方へ曲り、前方と後方の二部分に分かれている。そして、頭葉は間もなく発達する体溝により、頭葉の後部に新たに形成される前大腮節が明瞭になる。鱗翅目胚子の前大腮節の存在について、家蚕(中田, 1932), *Pieris* (EASTHAM, 1930; HENSON, 1933; 田中, 1968), *Chilo* (OKADA, 1960)などで報告されているが、*Antheraea* (SAITO, 1937)などのように、その存在が明らかでないものも多い。

この時期には、まだ胸部の分化は進んでいない。頭葉および顎頭部は他の部分に比して著しく長く、両者が占める割合は胚子全長の約1/2である。

原溝は腹部後方にのみ存在しており、他の部分では消失している。顎部に続く胸部では、新たに発達する体節溝により、第1, 第2, 第3胸節の3体節が形成される。しかしながら、胸部の体節化はまだ認められない。従って、このステージにおける胚子では、頭葉の前部(アクロン *acron*), 4顎節, 3胸節, 腹部, 尾葉が明瞭に区別できる。

神経母細胞 *neuroblast* の出現は顎頭部において最初に観察される。神経母細胞は他の外胚葉細胞より大きく、直径約15 μ で、顎頭節を通る横断面で、外胚葉の正中線両側にそれぞれ2~4個づつ数えられる(43図)。その後の発生で、大腮節付近の正中線に沿った新たな縦溝が神経溝 *neural groove* として発達し始める。神経系の発達過程においては、同じ鱗翅目でも研究者や材料により異説がある。筆者の観察したツトガや *Chilo* (OKADA, 1960)などでは、顎節あるいは胸節が形成される時期に、頭部と胸部において先づ神経母細胞が分化し、それに伴って神経溝が大腮節付近から発生する。その後の発生で、頭部でも神経母細胞が形成され、腹部においては最も遅れる。*Heliothis* (PRESSER & RUTSCHKY, 1957)でもほぼ同様である。しかしながら、*Mamestra* (REMPEL, 1951)では、体節分化以前に神経母細胞が分化し、この時、神経溝が発達する。*Antheraea* (SAITO, 1937)では、神経溝が完成し、胚子の全体節が明瞭になり、頭部の付属肢が生じた後に、胸部と腹部の各体節に神経母細胞が出現し、頭

* 第1報は *New Entomologist* Vol. 19, No. 2・3 (1970), 第2報は同誌 Vol. 19, No. 4 (1970) にそれぞれ発表した。

部における神経母細胞の形成は触角原基がわずかに現われた時であるという。

漿膜クチクラは完全に漿膜から離れ、独立した卵膜となる(44図)。従って、胚子を包む膜は卵殻と漿膜クチクラ、漿膜、羊膜である。

ステージ 9 前大腮付属肢出現期

顎部および胸部の体節はやや増大し、腹部は著しく伸長するが、腹部の体幅は逆に減少する。尾葉は大きさをさらに減じ、腹部より多少幅広く感じる程度となる。前大腮節が一層明瞭となり、他の体節よりも大きく感じられる。神経溝は胚子の正中線に沿って十分に発達し、頭葉から腹部後方まで連続した溝状となる。胚子の横断面において、外胚葉に密着して広がっている中胚葉細胞塊は神経溝により左右に2分されている。間もなく、第1顎頭節腹面の左右に一对の大腮原基が外胚葉の盛り上りとして出現し、続いて小腮と下唇の原基が対状の小さな盛り上りとして現われる。このステージでは、頭葉前端で一对の上唇突起が、頭葉の後側縁で一对の触角原基が発達する(45図)。

胸部における付属肢の発達はこのステージではまだ明らかでないが、前大腮節では小さな外胚葉性突起として前大腮 *premandible* 原基が現われる(45図)。家蚕(中田, 1932), *Chilo* (OKADA, 1960), *Pieris* (EASTHAM, 1930; 田中, 1968) で報告されているように、ツトガでも前大腮付属肢は他の付属肢と異なり、発生の途中で完全に退化する一時的なものである。

各付属肢の出現は比較的短時間に見られるが、それらの出現順序に関しては、材料あるいは研究者により若干の違いがある。ツトガでは、すでに述べたように、最初顎部付属肢原基が現われ、続いて上唇、触角そして前大腮付属肢原基が発達し、その後、胸部付属肢が分化する。しかしながら、*Chilo* (OKADA, 1960) では、先づ触角および顎部付属肢原基が形成され、胸部付属肢原基が発達した後に間挿体節付属肢 *intercalary appendage* の原基(前大腮原基)が現われる。

鱗翅目胚子の頭部の発達については、EASTHAM (1930, *Pieris*), SAITO (1937, *Antheraea*), OKADA (1960, *Chilo*) などで詳細に述べられている。頭部を構成する体節数については異説があるけれども、一般に6節とする見方が多いようである。多くの学者は真の体節であるための必要条件として、一对の付属肢、体腔囊および神経球の存在をあげているが、EASTHAM はさらに頭部における側甲 *apodeme* を3つの条件の他に加えている。ツトガの胚子の頭部は4顎節(前大腮節、大腮節、小腮節、下唇節)および頭葉から構成されているが、すべての顎節においてはそれぞれ明瞭な付属肢、神経節、体腔囊を有する点で問題はない。従って、頭葉が何体節から形成されているかということは興味のある問題である。前に述べたように、上唇原基是一对の外胚葉性突起として出現し、その後の発達に伴ってそれらは正中線に向かって移動し融合する。この上唇原基が他の付属肢と同様に真の付属肢であるか、あるいは、頭部における単なる突起であるかを決定することは容易でない。なぜならば、上唇原基の発達は他の付属肢原基のそれとは非常に異っている。すなわち、後のステージで、体腔囊と思われる対状の中胚葉囊は他の体腔よりも正中線の近くに形成され、さらにこの中胚葉囊は上唇突起の内部に存在することなど、一般の付属肢の構造とは異っているからである。形態的あるいは位置的な点で上唇原基と体腔との間に問題があるとしても、それは上唇節の存在を否定するに十分な根拠とはなり得ない。それ故に、神経節の存在が決定的な問題となるが、ツトガの上唇節における神経球の存在は不明瞭である。

触角を含む体節については、体腔が顎部体節のそれらと同様に左右に離れて存在し、この部分の付属肢は他の付属肢とは形態的にやや異なるが、対状の触角原基は明らかである。

このようなことから、ツトガの頭部は6節(アクロン、触角節、前大腮節、大腮節、小腮節、下唇節)から構成されるものと考えたい。EASTHAM (1930, *Pieris*) は上唇原基に連結する中胚葉を観察し、さらに顎部より前方の頭部は3節(上唇節、触角節、前大腮節)より構成されているという考え方の根拠として、大脳が3つの部分(前脳 *protocerebrum*, 第2大脳 *deutocerebrum*, 第3大脳 *tritocerebrum*)に区別できるという点をあげている。また、OKADA (1960, *Chilo*) は4顎節の他に触角節が真の体節であるとし、上唇部分はアクロンに含まれるものと考えている。

胸部および頭葉においても、顎部で見られたものと同様な神経細胞が発達する。腹部の前方部分には体節溝が発達し、2～3の腹節が形成されるが、後方の体節分化はまだ認められない。頭葉前端は腹部後端と卵の背側で接している。

ステージ 10 胸部付属肢形成期

上唇、触角、大腿、小脛、下唇のそれぞれの原基は一層明瞭となるが、前大腿原基は前ステージとほとんど変わらない。胸部第1節にも対状の付属肢原基が現われ、続いて第2、第3節にもそれぞれ同様な付属肢が形成される。従って、このステージの初期には、前方にある付属肢ほど大形である(46図)。しかし、*Chilo* (OKADA, 1960)では、すべての付属肢が同じ速度で発達するのではなく、右側と左側のどちらかにおいて付属肢の形成が早い。これは卵の形によるもので、*Chilo*の卵が極端に扁平であることのためであるという。

腹部における体節分化は腹部後方にも見られるが、腹部付属肢原基の出現はまだ認められない。腹部の体節分化が完了した時期の胚子では、外部形態から観察できる体節は頭葉、前大腿節、大腿節、小脛節、下唇節、第1～第3胸節、第1～第10腹節そして尾節の合計19節であり、発生の全過程を通じて、体節数はこのステージで最多である。

間もなく、頭葉のほぼ中央で口陥の陥入が始まる。しかしながら、肛門陥の陥入はまだ認められない。口陥陥入が開始される時、口陥の陥入部で、胚帯の内側の細胞がやや膨出する。そして、口陥の発達に伴って、口陥底部の細胞が分化し、内胚葉細胞を形成する(48図)。内胚葉の発達はその後引き続いて進行せず、後のステージで、中腸原基が分化する時再び著しく発達する。しかしながら、*Chilo* (OKADA, 1960)では、口陥の底部で形成された内胚葉細胞塊は発生が進むにつれて成長し、口陥の末端両側で、一対のかぎ状突起を形成する。

鱗翅目昆虫の口陥の底部における内胚葉形成については、1)口陥の末端からは内胚葉は形成されない(Toyama, 1902, *Bombyx*; Mansour, 1927, *Carandra* など) 2)口陥の陥入後、口陥の末端から内胚葉が分化する(Johannsen, 1929, *Diacrisia*; Saito, 1937, *Antheraea*; Rempel, 1951, *Mamestra* など) 3)口陥の陥入前に、胚帯の内側から内胚葉細胞が形成される(Eastham, 1927, 1930, *Pieris*; Henson, 1932, *Pieris*; Okada, 1960, *Chilo* など)の諸説がある。

ステージ 11 最長胚子期

頭葉中央の口陥は一層明瞭となり、陥入は次第に腹一後方へ向って伸長する。この時期では、口陥壁の厚さはどの部分においても同じであるが、発達が進むにつれて、末端底部は次第に薄くなる。尾節では、外胚葉の陥入により肛門陥が形成され、その後、前方へ向って発達する。肛門陥が陥入する時 *Pieris* 属 (Eastham, 1930, 1931; Henson, 1932) では、肛門陥陥入部分においても口陥部分と同様に内胚葉性細胞が胚帯から分化するといわれるが、ツトガにおいては、肛門陥陥入時における内胚葉の分化は明らかでない。間もなく、口陥の前部の外胚葉が盛り上がり、上咽頭 *epipharynx* が形成される。この突起は極めて小さく、対状構造として出現するのではなく、最初から単一突起として形成されるようである。鱗翅目昆虫胚子の上咽頭は *Chilo* (Okada, 1960) や *Pieris* (Eastham, 1930; 田中, 1968) などにおいても観察されている。今述べたように、ツトガの上咽頭は *Chilo* におけると同様に最初から単一の突起として発達するが、Eastham (1930) によると、*Pieris* では最初上咽頭原基は他の付属肢原基と同じく一対の小さな突起として出現し、口陥が卵黄内へ深く発達するにつれて、それらは急速に変化し、単一突起となる。

前大腿節の退化が進むため顎頭部は前ステージよりも短縮するが、胚子の体長は反転期前の胚子としては最長である。このステージでは、頭葉、顎頭部、胸部を含む部分の体長と腹部のそれとはほぼ等しい。胚子の体幅は頭葉で最も広く、顎頭部と胸部はほぼ同幅で、腹部は著しく細長となり、尾節は腹部第10節よりも幅広である。顎部付属肢および胸部付属肢の発達が目立ち、特に後者の発達は著しい。間もなく、すべての胸部付属肢は2環節に分かれる。対状突起として現われた上唇原基は大きさを増し、正中線に向って移動を始めるため、2つの突起は次第に接近する。この頃には、前大腿付属肢は完全に退化消失する。

OKADA (1960) によると, *Chilo* においては, このステージに相当すると思われる時期にも, 左右の胸部付属肢の間の成長速度に差違が認められるという. また, このステージで上咽頭部分の外胚葉とにはさまれた部分に神経母細胞様の細胞が見られる (49 図). これは OKADA (1960) が *Chilo* で見出した上咽頭内の神経母細胞と同一のものと思われる.

頭葉, 顎頭部, 胸部では神経細胞の分裂が起っている. しかしながら, 腹部におけるそれは前方部で若干認められるに過ぎず, 後の発生を通して, 後方部でも観察される. このステージから, 卵黄の形態的変化が認められる. すなわち, 前ステージまで, 卵黄はすべて単核・有膜粒団として認められたが, このステージでは, 各卵黄粒団の境膜が部分的に不明瞭となる.

ステージ 12 腹部付属肢出現期

顎頭節が短縮し, 胚子全体の長さは前ステージよりも短くなる. 前大腿節は小さいながら残存し, 前大腿節と大腿節とを境する体節溝の位置は頭葉の後端と同じレベルとなる. 上唇は正中線に向ってさらに移動する. 小腮と下唇は浅い溝により 2 つの部分に分けられ, 続いて触角も 2 環節構造となる. 上唇および大腿にはこのような節分化は認められない. 口陥は前方に向って次第に移動し, 上唇に接近する. このステージで, 腹部付属肢が分化し始める. 最初, それらの原基は第 1 腹節で対状の外胚葉性突起として現われ, 続いて, 第 2 腹節以後の各腹節にも同様な付属肢原基が発生する. これらの腹部付属肢は顎部および胸部のそれらよりもはるかに小形である. *Pieris* (田中, 1968), *Catocala* (HIRSCHLER, 1928; ANDO, 1962 による) の胚子では, 腹部第 1 節の付属肢は側脚 *pleuropodia* と呼ばれ, やや小形で, その先端が尖っているなど他の腹部付属肢と異っている. しかしながら, この側脚はツトガや *Chilo* (OKADA, 1960) では認められない.

今, 神経母細胞の分裂, 増殖による神経細胞塊の形成が尾節を除くすべての体節において見られる. 鱗翅目昆虫における神経系の発達については, 多くの詳細な報告がある (EASTHAM, 1931, *Pieris*; SAITO, 1937, *Antheraea*; PRESSER & RUTSCHKY, 1957, *Heliothis*; MUELLER, 1938, *Plodia*; OKADA, 1960, *Chilo* など). ツトガの神経細胞の発達も, 他の種で報告されている場合と同様である. すなわち, 外胚葉と中胚葉とにはさまれた神経胚葉を形成している大形の各母細胞は, 有糸分裂により 2 個の娘細胞となるが, それらは両者とも同大ではなく, 一方のものが他方のものより大きい. この大きい娘細胞は分裂後, 再び分裂前の時と同じ大きさにまで成長し, さらに, 分裂を繰り返す. しかし, 小形の娘細胞は 2 度と分裂することなく, それらの形, 大きさについても後の変化は認められないようである.

中胚葉は外層の体壁葉 *somatic pleura* と内層の内臓包葉 *splanchnic pleura* に分かれ, その間に体腔嚢を形成する (53 図). 体腔は先頭節以外の体節で, 正中線の両側に各一對づつ存在するが, 上唇部分のそれは正中線に近く, 且つ, 上唇突起の内側に存在する (54 図). それ故にこの体腔が他の体節に見られるものとまったく相同であるとするには若干の問題があるかも知れない.

口陥の陥入が進行するにつれて, 口陥のちょうど前方部の中胚葉は口陥の末端に向って押しやられ, 口陥の腹側を占めるようになる. このようにして移動した中胚葉は, 後のステージで, 独立した組織として分化し, 食道下体 *suboesophageal body* となる. また, この頃になると, 細胞の増殖による口陥背壁の肥厚が著しく目立ち, その中部に数個のやや大形の細胞が出現し, 間もなく, 口陥の背壁正中線に沿って縦に長い細胞集団が膨出する (61 図). これらの細胞群は口陥壁の背面で口胃神経組織 *stomatogastric system* を形成するものであるが, *Heliothis* で PRESSER & RUTSCHKY (1957) が観察したような陥入はツトガでは認められず, むしろ, *Pieris* (EASTHAM, 1931), *Chilo* (OKADA, 1960) における観察結果と類似している. このように口陥部の神経組織が口陥背壁から生ずることは SCHWARTZE (*Lasiocampa*, 1899), EASTHAM (*Pieris*, 1931), PRESSER & RUTSCHKY (*Heliothis*, 1957) などによっても報告されている. さらに OKADA (1960) は *Chilo* において, 口胃神経系の発達過程を詳細に追跡し, 上咽頭内に形成される神経母細胞が口陥の陥入と共に口陥背壁内に移動し, それらが後に口胃神経組織として発達することを見出した.

肛門陥の発達は比較的急速に進み, このステージでは, 口陥の長さよりも肛門陥の長さの方がやや長くなる. そ

して、肛門陥壁は中胚葉組織により取り囲まれている (56 図)。

ステージ 13 腹部付属肢完成期

頭葉と顎頭部の短縮により、胚子の体長の減少は前ステージよりも目立つ。前大腿節は完全に消失し、顎頭部は大腮節、小腮節、下唇節から構成されている。上唇の基部は正中線上でほとんど接しているが、その先端部はまだ相互に離れている。胸部付属肢は顎部におけるそれと同様にすべて 2 環節に分れている。第 10 腹節の付属肢原基が完成し、このステージで、腹部には 10 対の小さな瘤状の付属肢原基が数えられる (59 図)。尾節の体幅は第 10 腹節のそれより狭い。

口陥の底部に位置している内胚葉性細胞は増殖し、比較的明瞭な組織となる。これらの細胞群は後に前方の中腸上皮の原基を形成する。鱗翅目胚子の口陥部における中腸上皮の形成については、すでに多くの報告があり、その起原に関して、主に 2 つの見解が対立している。その 1 つは、中腸上皮は口陥末端で作られるもので外胚葉性であるとする説 (SCHWARTZE, 1899, *Lasiocampa*; TOYAMA, 1902, *Bombyx*; MANSOUR, 1927, *Carandra* など) であり、他の 1 つは中腸上皮は外胚葉とは独立した内胚葉性細胞にその起原をおくとする説 (HIRSCHLER, 1905, *Catocala*; STRINDBERG, 1915, *Bombyx*; EASTHAM, 1927, 1930, 1931, *Pieris*; DRUMMOND, 1936, *Ephestia*; SAITO, 1937, *Antheraea*; MUELLER, 1938, *Plodia*; REMPEL, 1951, *Mamestra*; 和田, 1955, 家蚕; OKADA, 1960, *Chilo* など) である。また、JOHANNSEN (1929) は前者の説と後者の説とを結びつけるかの如く、潜在性内胚葉説をとっている。すなわち *Diacrisia* では中腸上皮を形成する内胚葉性細胞の発達は *Pieris* などにおけるよりも遅れ、口陥が陥入する時にはまだ内胚葉性細胞は未分化であるが、口陥の先端には内胚葉の前原基 *pre-primodium* としての細胞が存在すると考えている。EASTHAM (1930) は内胚葉の発達が遅れて口陥の陥入後に中腸芽が形成されるような場合には MANSOUR (1927, *Carandra*) のように、中腸原基が外胚葉から生ずるという間違っ了解をすることがあると述べている。このように、中腸上皮の起原については研究が進むにつれて内胚葉説が有力になって来た。

口陥の後方腹側に位置している中胚葉細胞塊は肥大成長し、間もなく、口陥腹側で他の中胚葉組織から独立した食道下体の原基が形成される。この食道下体の胚葉起原については、多くの議論がなされており、外胚葉性起原とするもの (池田; 家蚕 1913 など)、内胚葉起原とするもの (SCHWARTZE, 1899, *Lasiocampa*; SCHWANGART, 1904, *Endromis*; HIRSCHLER, 1924-27, *Catocala*; JOHANNSEN, 1929, *Diacrisia* など) もあるが、これも研究が進むにつれて、中胚葉をその起原とする説 (TOYAMA, 1902, *Bombyx*; 桜井, 1915, 家蚕; EASTHAM, 1930, *Pieris*; REMPEL, 1951, *Mamestra*; 和田, 1955, 家蚕; OKADA, 1960, *Chilo* など) に落ちついて来ているようである。また、食道下体がどの体節に属するかという問題について論じたものは比較的少ないが、ツトガの胚子においては、食道下体を形成する中胚葉は最初口陥の直後部、すなわち、前大腿節に属している。このことは EASTHAM (1931, *Pieris*) や OKADA (1960, *Chilo*) の報告と一致する。しかしながら、和田 (1955, 家蚕) は大腮節に属する中胚葉を食道下体の起原とみなしている。

ステージ 14 短縮前期

胚子の体幅がやや広くなり、頭葉の側壁が背方に向って伸び始める。上唇は正中線上で接し、その基部が融合し始める。3 顎節は次第に前方へ向って圧縮され、大腮突起は頭葉後側の触角突起とほぼ同一線上に並ぶようになる。大腮は小腮や下唇よりも大きく、2 環節に分れ始めている。そして、すべての胸肢は 3 環節より構成されている。第 3～第 6 腹節を除く他の腹部付属肢 (第 1, 第 2, 第 7～第 10 腹部付属肢) が退化し始める。各体節の神経球の形成が進み、口陥より前方の大脳 (食道上神経球 *supraesophageal ganglion*)、大腮、小腮、下唇の 3 対の顎頭神経球、3 胸部神経球、10 腹部神経球の合計 17 対の神経球が数えられる。これらの中で、大脳が最大である。

肛門陥末端の腹面内壁の左右から 1 対の陥入によるマルピーギ管原基が形成される (62 図)。これらの 2 個の原基はすべて単純な凹として出現し、その後、急速に後方へ向って伸長し、間もなく、管状の構造を作り上げる。その後間もなく、その原基の背側と腹側の基部からそれぞれ 1 本の管が発達し、合計 3 本のマルピーギ管として成長

する。従って、この部分を通る断面では1カ所から3本の管が出ているように見える。このように、マルピーギ管の原基は肛門陥の内壁から生ずることは明らかであり、その起原は外胚葉性であるということについては問題がない。マルピーギ管が最初左右1対の陥入として生ずることは TICHOMIROFF (1891, *Bombyx*), 池田 (1913, 家蚕), JOHANNSEN (1929, *Diacrisia*), HENSON (1932, *Pieris*), DRUMMOND (1936, *Ephesia*), REMPEL (1951, *Mamestra*), OKADA (1960, *Chilo*) などでも観察されているが, SCHWARTZE (1899, *Lasiocampa*), TOYAMA (1902, *Bombyx*), EASTHAM (1931, *Pieris*), 中田 (1935, 家蚕), SAITO (1937, *Antheraea*), PRESSER & RUTSCHKY (1957, *Heliothis*), 田中 (1968, *Pieris*) などでは、肛門陥末端壁の両側で最初から3対の管状をなして出現する。マルピーギ管原基の胚葉起原については、HENSON (1932, *Pieris*) が内胚葉起原説を述べているが、他の研究者の考え方は外胚葉起原であるとする見解に一致している。

口陥の伸長は急速に進み、その末端部は小脛節後部に達し、その長さは肛門陥のそれとほぼ等しい。口陥壁背側の口胃神経組織は口陥の発達に伴って伸長し、その前方と後方がやや肥厚した状態となる。他方、口陥壁腹側に横たわっている食道下体は他の組織から完全に区別される楕円体で、細胞質密度の低い、極めて大きな核を持つ大形細胞群から構成されている (63 図)。

このステージで、頭葉および顎頭部に4対の外胚葉の陥入が起る。一番前方の陥入は大脛付属肢と触角との間に見られる膜状骨の前腕陥入である (64 図)。この陥入部がどの体節に属しているかという問題については諸説があり、TOYAMA (1902, *Bombyx*), JOHANNSEN (1929, *Diacrisia*), SAITO (1937, *Antheraea*) は膜状骨の前腕陥入が大脛節に、EASTHAM (1931, *Pieris*) は触角節に、OKADA (1960, *Chilo*) は前大脛節に属しているとしている。OKADA は *Chilo* において、前大脛節の両側部分のみがまだ完全に消失する前で、少しその存在が確認できる時期に、膜状骨の前腕陥入が起るとしているが、*Ancylomia* では前大脛節は前ステージ (ステージ 13) で完全に消失してしまい、その後、この陥入が認められる。それ故に膜状骨の前腕陥入は大脛節に属するものと考えられる。

膜状骨の後腕の陥入は小脛付属肢基部付近の後方で生じ、前方に向かって発達する。後腕の陥入が小脛節に属することについては、研究者の見解が一致している。絹糸腺の原基は下唇付属肢の基部後方付近で1対の陥入として生じ (70 図)、それらの発達に伴って急速に後方へ向って伸長する。4番目の陥入は膜状骨や絹糸腺の陥入よりも遅れて大脛付属肢付近の外側で生ずる一対の大脛側甲 *mandibular apodeme* である。この側甲は陥入初期は単一の嚢状であり、次第にやや後方へ向って発達する。そして、発生が進むにつれてその末端は前後に拡がり、前方と後方とに向ってそれぞれ発達する (65 図)。前者は *flexor mandibulae* として発達するものであり、後者はだ液腺の原基である。この大脛側甲は明らかに大脛節に属するものであり、他の研究者との間にも意見の相違は認められないようである。

ステージ 15 短縮後期

胚子の短縮は前ステージよりも進み、体幅は目立って広くなる。頭部形成のため顎頭部の短縮と前方への移行はさらに進行する。胚子の側壁が胚子背面に向って発達するため、比較的扁平であった胚子は立体的な外観を呈するようになる。このステージで、上唇は正中線上で融合しているが、依然として左右の2部分の区別は明瞭である。大脛、小脛、下唇は外側に移動し、その結果、左右の付属肢間の間隔は広くなる (67 図)。間もなく、触角はさらに前方へ移動し、上唇の下端と触角の上端とが同一線上に並び、大脛の位置も口陥の開口部とほぼ同一線上にくる。このように顎頭部と頭葉との合体が進むにつれて、顎頭節と頭葉、大脛節と小脛節、そして、小脛節と下唇節との間の体節溝が次第に不明瞭となってくる。

触角付近から後方に伸びる膜状骨前腕と、小脛節後部から前方へ伸びる後腕とが完全に連絡する。一対の絹糸腺は後方に向って、体軸とほぼ平行に走り、第4腹節に達している。このステージでは、さらに一対の新しい外胚葉の陥入が大脛節に見られる (69 図)。これらは大脛付属肢基部の外側から陥入する *extensor mandibulae* である。それ故に、大脛節では前ステージ (ステージ 14) で述べた膜状骨、だ液腺と *flexor mandibulae* そして *extensor mandibulae* の3対の陥入が生じることになる。頭部におけるこれらの陥入については、多くの報告があるが、それらがどの体節にあるかという問題についての見解は第2表に示したように必ずしも一致しているとは言えない。

Table 2. 頭部における外胚葉性陥入部の比較

研究者名	上唇節	触 角 節	前 大 腮 節	大 腮 節	小 腮 節	下 唇 節
TOYAMA (1902) <i>Bombyx</i>	—	—	—	tentorium 1 extensor mandi- bulae flexor mandibulae	tentorium 2	silk gland hypostigmatic gland (prothoracic gland)
JOHANNSEN (1929) <i>Diacrisia</i>	—	—	—	tentorium 1 extensor mandi- bulae flexor mandibulae	tentorium 2	silk gland hypostigmatic gland (prothoracic gland)
EASTHAM (1931) <i>Pieris</i>	—	tentorium 1	extensor mandibulae	mandibular gland (flexor mandibulae)	tentorium 2 maxillary gland	silk gland
SAITO (1937) <i>Antheraea</i>	—	—	—	1st invagination (tentorium 1) 2nd invagination (extensor mandibulae) 3rd invagination (flexor mandibulae) 4th invagination (salivary gland)	5th invagination (tentorium 2)	6th invagination (silk gland)
OKADA (1960) <i>Chilo</i>	—	—	tentorium 1	extensor mandibulae flexor mandibulae salivary gland	tentorium 2	silk gland prothoracic gland
TANAKA (1970) <i>Ancylomia</i>	—	—	—	tentorium 1 extensor mandi- bulae flexor mandibulae salivary gland	tentorium 2	silk gland prothoracic gland

口陥は腹一後方に向けてさらに伸長し、口陥の末端は第2胸節前方に達している。口陥壁腹側の食道下体は前ステージよりも一層明瞭である。このステージの後期には、口陥底部の腹側に存在する前部中腸原基の成長が目立ってくる。しかしながら、腹一前方に向けて伸びている肛門陥は第5腹節前部に達しているが、その末端での後部中腸原基はまだ明らかでない。この時期に大腮節付近の側壁外胚葉の一部が肥厚し、その内部に他の組織よりも薄く染まる数個の細胞が発達する。これらの細胞は後の発生で、左右の頭側に各6個の点眼として完成されるものであるが、全体標本で各点眼が観察できるのは次のステージにおいてである。

大腮神経球、小腮神経球、下唇神経球は食道下神経球を形成するため相互に接近する。腹部の各環節神経球を連絡する縦神経連鎖 **connective** が明瞭に認められる。大腮や小腮よりもはるかに小形化した下唇は正中線に向かって相互に接近する。3対の胸部付属肢はすべて3環節より構成されており、前ステージに比べると全体として細長く、顎頭部の3付属肢と同様に両側方に移動している。第10腹節の退化はこのステージで開始される。すなわち、第10腹節は次第に胚子の背面に押し上げられるため、側面から観察すると、第9腹節と尾節とにはさまれて三角形を呈している(68図)。肛門陥が前一腹方に向けて著しく成長するため、尾節の体壁がこれに伴って発達する。この部分を通る胚子の縦断面では、第10腹節の神経球は他の腹部神経球よりも著しく小形で、胚子の背方に押し上げられ、肛門陥の1/3付近に位置している(71図)。

摘 要

ツトガの胚子において、胸部体節形成から胚子の短縮までの時期を8のステージに分け、各ステージにおける発

生状態を述べた。

- 1) 前大腮付属肢は1対の小さな外胚葉性突起として出現する。しかしながら、これらは後の発生過程で消失する一時的なものである。
- 2) 頭部は6部分、すなわち *acron*, 触角節, 前大腮節, 大腮節, 小腮節そして下唇節からなるものと考えられる。
- 3) 腹部は最初11節より成るが、後に第10節が消失し10節となる。
- 4) 口陥陥入が起る時、内胚葉細胞が口陥末端で特殊な細胞塊として形成される。他方、肛門陥陥入時には、特殊な細胞塊は存在しない。前部中腸上皮は口陥末端で形成された細胞に由来する。
- 5) *epipharynx* は口陥開口部の直前で小さな突起として形成される。
- 6) 神経細胞は各節で形成される。後に、顎頭節の神経球が1つに融合する。第10腹節が消失する時、第9腹部神経球と第10腹部神経球が1つに融合する。
- 7) 上唇は最初1対の突起として出現し、後に、これらの対状突起は中央に移動し、融合する。この過程を通じて、上唇原基内の1対の体腔が観察される。しかし、これらの体腔は他の体節の体腔とは異っている。
- 8) 食道下体は口陥陥入部の腹側の中胚葉細胞に由来する。この中胚葉は前大腮節に属する。
- 9) 口胃神経組織は口陥陥入部の背壁から発達する。
- 10) マルピーギ管は肛門陥末端で1対の外胚葉性陥入として形成される。
- 11) 頭部における外胚葉性陥入は7対、すなわち、膜状骨前腕, *extensor mandibulae*, *flexor mandibulae*, だ液腺, 膜状骨後腕, 絹糸腺そして前胸腺である。膜状骨前腕, *extensor mandibulae*, *flexor mandibulae* そしてだ液腺は大腮節に、膜状骨後腕は小腮節に由来し、絹糸腺と前胸腺は下唇節に属するものと思われる。

Summary

In *Ancylomia japonica* ZELLER, the process from thoracic segmentation to shortening of the embryo is divided into eight stages, and the morphogenesis in each stage is described in the present paper.

- 1) The premandibular appendages appear as a pair of small ectodermal processes. They exist, however, for a while and disappear in later development.
- 2) The head is thought to consist of six parts, i. e., the acron, the antennal, the premandibular, the mandibular, the maxillary and the labial segments.
- 3) At first the abdomen consists of 11 segments, but later becomes ten segments through the loss of the tenth segment.
- 4) At the occurring of the stomodaeal invagination the endodermal cells are formed as the special cell-mass at the blind end of the stomodaeum. On the other hand, at the occurring of proctodaeal invagination there is no special cell-mass. The anterior mid-gut epithelium originates from the cells formed at the blind end of the stomodaeum.
- 5) The epipharynx is formed as a small process just in front of the opening of the stomodaeum.
- 6) Neuroblasts are formed in each segment. Later the ganglia of the gnathal segments fuse into one. When the tenth abdominal segment disappears, the ninth and the tenth abdominal ganglia fuse into one.
- 7) The labrum at first appears as a pair of processes, later these paired processes move medially to fuse together. During this process a pair of coelomic sacs in the labral anlagen is observed, but these cavities are different from those of other coelomic sacs.
- 8) The suboesophageal body originates from the mesodermal cells of the ventral side of the stomodaeal invagination. This mesoderm belongs to the premandibular segment.
- 9) The stomatogastric system develops from the dorsal wall of the stomodaeal invagination.
- 10) The malpighian tubules are formed as a pair of the ectodermal invaginations at the blind end of the proctodaeum.
- 11) The ectodermal invagination in cephalic region consists of seven pairs, i. e., the anterior ten-

torium, the extensor mandibulae, the flexor mandibulae, the salivary gland, the posterior tentorium, the silk gland and the prothoracic gland. The author would like to think that the anterior tentorium, the extensor mandibulae, the flexor mandibulae and the salivary gland originate from the mandibular segment, the posterior tentorium from the maxillary segment, and the silk gland and the prothoracic gland belong to the labial segment.

引用文献 (* 印は間接引用)

- ANDO, H., 1962 The comparative embryology of Odonata with special reference to a relic dragonfly, *Epiophlebia superstes* SELYS. Jap. Soc. Prom. Sci. Tokyo: 1-295.
- DRUMMOND, M., 1936 The germinal layers of concerned in the formation of the alimentary canal and Malpighian tubules of *Ephestia kühniella* (Lepidoptera). Quart. Jour. Micr. Sci., 78: 533-542.
- EASTHAM, L. E. S., 1927 A contribution to the embryology of *Pieris rapae*. Quart. Jour. Micr. Sci., 71: 353-394.
- , 1930 The formation of germ layers in insects. Biol. Rev. 5: 1-29.
- , 1931 The embryology of *Pieris rapae*. Organogeny. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B., 219: 1-50.
- Henson, H., 1932 The development of the alimentary canal in *Pieris brassicae* and the endodermal origin of the Malpighian tubules of insects. Quart. Jour. Micr. Sci., 75: 283-305.
- *Hirschler, J., 1905 Embryologische Untersuchungen an *Catocala nupta* L. Bull. intern. d.L'Acad. d. Sci. d. Cracovie 1905: 802-810.
- *—, 1928 Embryogenese der Insecten. In Schroder's Handbuch der Entomologie, I, 570-824, Gustav Fischer, Jena.
- 池田栄太郎, 1913 実験蚕体解剖生理論 東京.
- Johannsen, O. A., 1929 Some phases in the embryonic development of *Diacrisia virginica* FABR. (Lepidoptera). Jour. Morph. Physiol., 48: 493-541.
- Mansour, K., 1927 The development of the larval and adult mid-gut of *Calandra oryzae* (LINNÉ). The rice weevil. Quart. Jour. Micr. Sci., 71: 313-352.
- Mueller, K., 1938 Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (*Plodia interpunctella*). Zeit. f. Wiss. Zool., 151: 192-242.
- 中田太郎, 1935 家蚕に於けるマルピーギ管の発生並に中部消化管後部の初期発生 福岡蚕試報 4: 1-27.
- Okada, M., 1960 Embryonic development of the rice stem-borer *Chilo suppressalis*. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku. Sec. B. 9: 243-296.
- Presser, B. D. & C. W. Rutschky, 1957 The embryonic development of the corn earworm, *Heliothis zea* (BODDIE) (Lepidoptera, Phalaenidae). Ann. Entomo. Soc. Amer., 50: 133-164.
- Rempel, J. G., 1951 A study of the embryology of *Mamestra configurata* (WALKER) (Lepidoptera, Phalaenidae). Canadian Entomologist., 83: 1-19.
- Saito, S., 1937 On the development of the tusser, *Antheraea pernyi* GUERIN-MENEVILLE, with special reference to the comparative embryology of insect. Jour. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Unive., 40: 35-109.
- 桜井 基, 1915 食道下体の発達 大日本蚕糸会報 24: 5-9.
- Schwangart, F., 1904 Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Zeit. f. Wiss. Zool., 76: 167-212.
- *Schwartz, E., 1899 Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Inaugural-Dissertation, Friedrich-Wilhelms-Univ., 1-30.
- *Strindberg, H., 1915 Über die Bildung und Verwendung der Keimblätter bei *Bombyx mori*. Zool. Anz., 45: 577-597.
- 田中正弘, 1968 モンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* BOISDUVAL の胚子発生段階および胚子発生に及ぼす温度の影響について 蝶と蛾 19: 41-53.
- *Tichomiroff, A., 1892 Aus der Entwicklungsgeschichte der Insecten. Festschr. z. 70 sten Geburtstage Leuckarts. Leipzig., 1892: 337-346.
- Toyama, K., 1902 Contribution to the study of silkworm. I. On the embryology of the silkworm. Bull. Coll. Agr. Tokyo Imp. Univ., 5: 73-118.
- 和田昭治, 1955 家蚕胚子における食道下体の胚葉起原について 日蚕雑 24: 114-117.

略 語 説 明

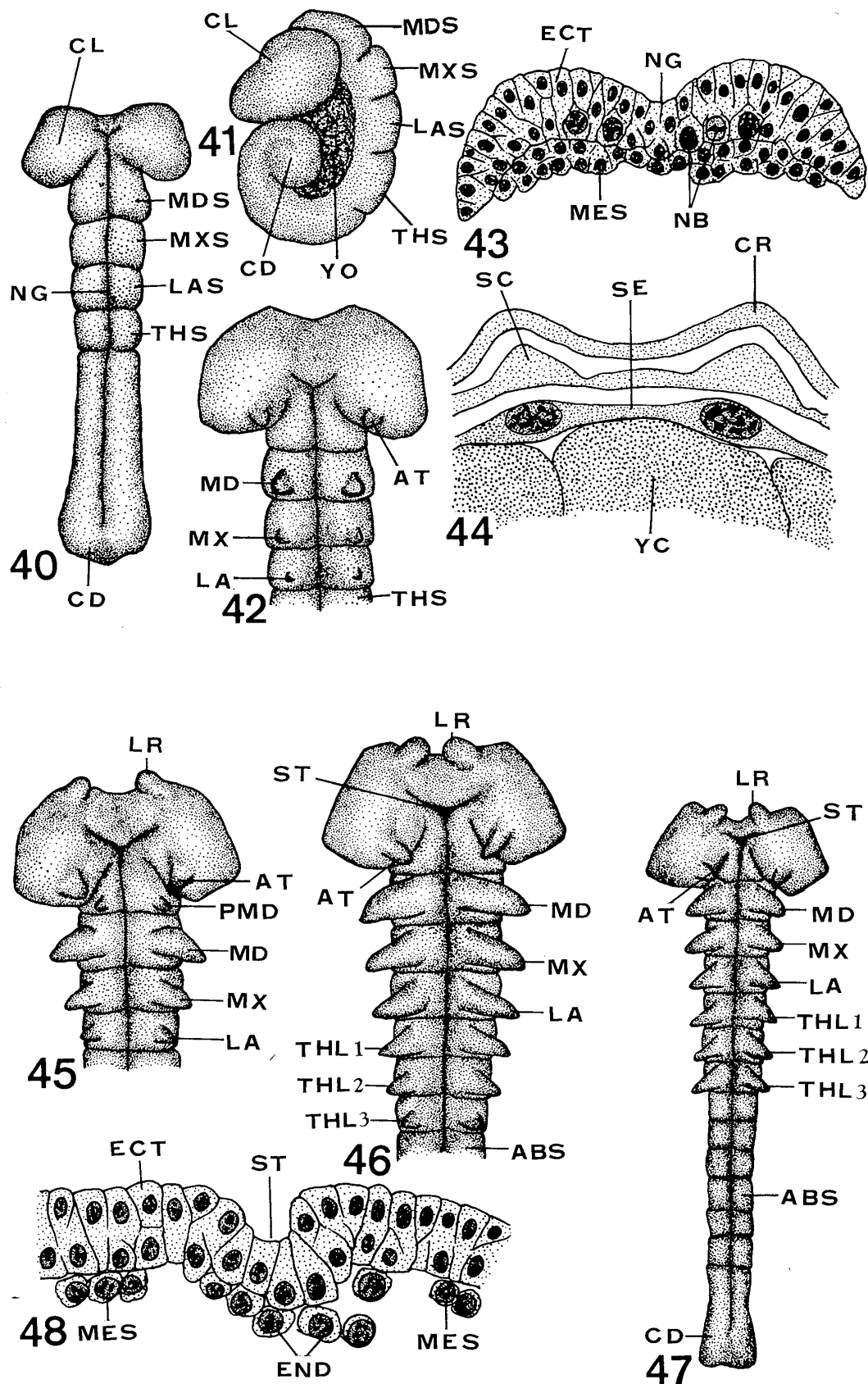
ABG: 腹部神経球 ABL: 腹脚 ABS: 腹節 AM: 羊膜 AT: 触角 BR: 脳 CAL: 尾脚 CD: 尾葉 CL: 頭葉 COL: 体腔 CR: 卵殻 ECT: 外胚葉 EHP: 上咽頭原基 END: 内胚葉 EXM: extensor mandibulae FRG: 前方神経球 GN: 神経球 LA: 下唇 LAS: 下唇節 LR: 上唇 LRS: 上唇節 MD: 大腮 MDGL: 大腮側甲 MDS: 大腮節 MES: 中胚葉 MLT: マルピギー管原基 MX: 小腮 MXS: 小腮節 NB: 神経母細胞 NG: 神経溝 PMD: 前大腮突起 PRC: 肛門陥 SC: 漿膜クチクラ SE: 漿膜 SGS: 口胃神経組織 SIG: 絹糸腺 SNB: 口陥背壁の神経母細胞 SOB: 食道下体 TENT: 膜状骨 ST: 口陥 THL: 胸脚 THS: 胸節 YC: 卵黄細胞 YO: 卵黄

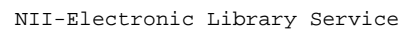
図 の 説 明

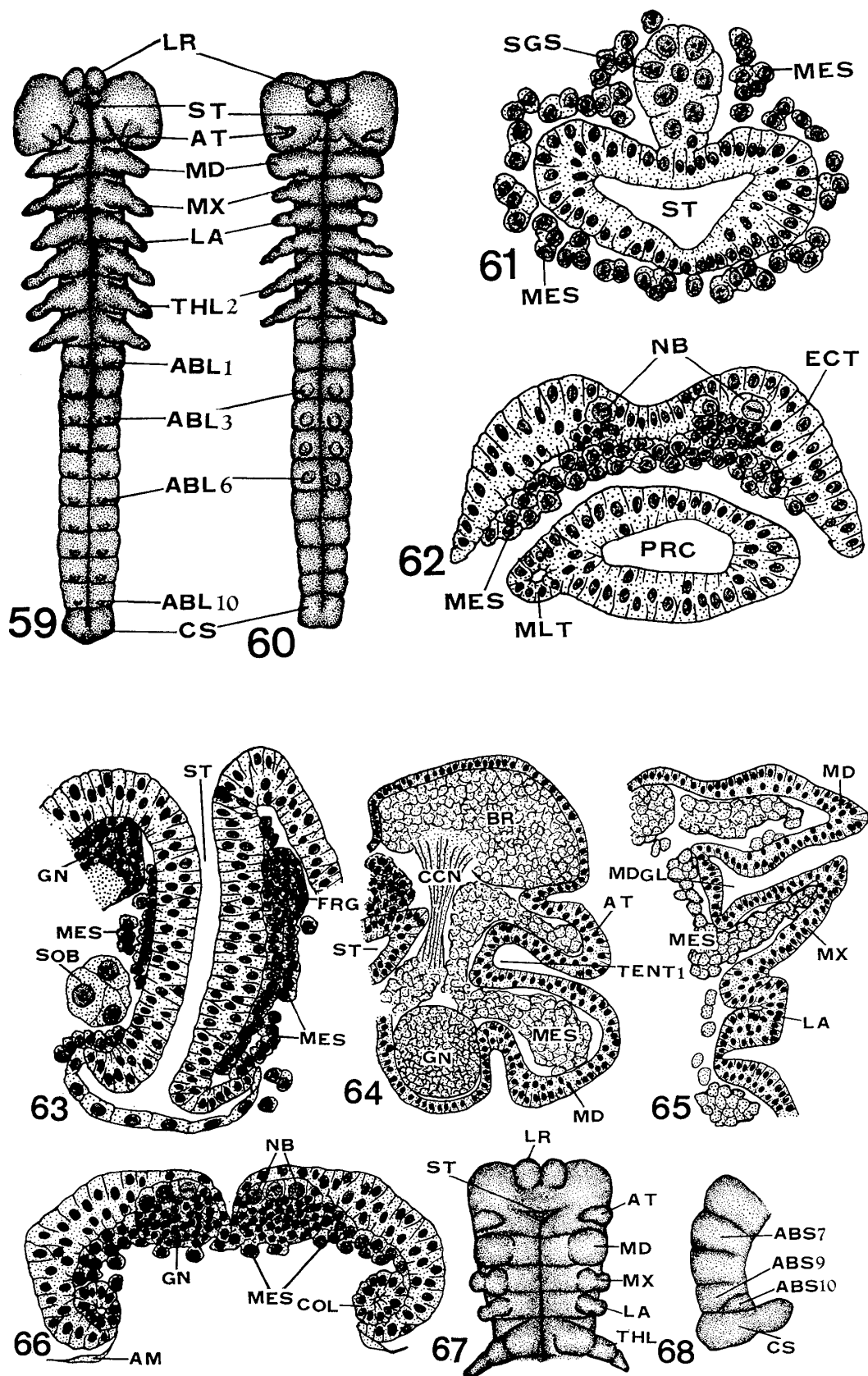
Figs. 40-41. 顎節形成期の胚子の外部形態. Fig. 42. 顎部付属肢形成期の頭部の腹面. Fig. 43. 胸部体節形成期の顎頭部を通る横断面—正中線の左右に神経母細胞が見られる. Fig. 44. 43図と同時期の卵の表層部分を通る断面—漿膜クチクラは独立した膜となっている. Fig. 45. 顎部付属肢形成期の頭部腹面—前大腮突起が認められる. Figs. 46-47. 胸部付属肢形成期の胚子腹面. Fig. 48. 46図と同時期の頭葉を通る断面—内胚葉の分化が見られる.

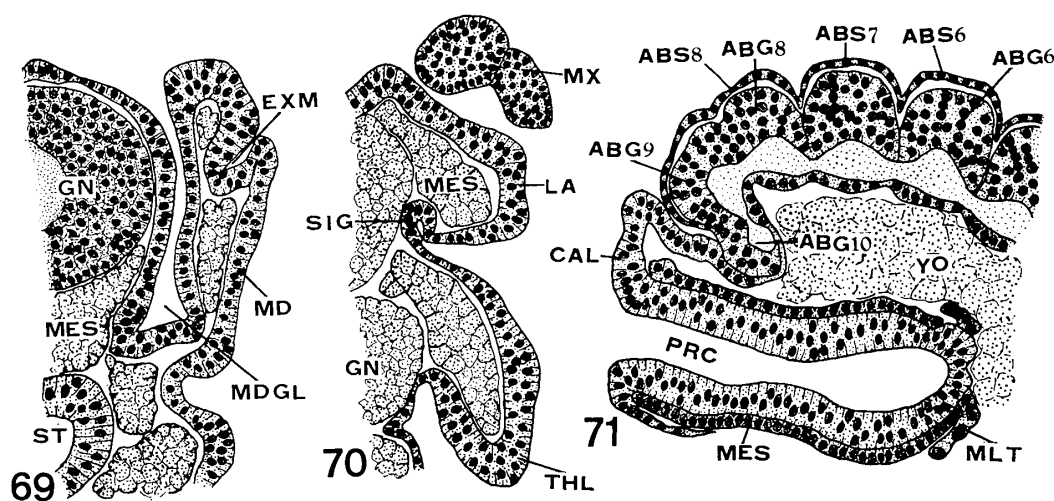
Fig. 49. 最長胚子期の口陥部付近を通る縦断面—上咽頭突起の発達が認められる. Fig. 50. 腹部付属肢出現前の卵内における胚子の側面. Figs. 51-52. 50図とほぼ同時期の胚子における頭部の形態. Fig. 53. 腹部付属肢出現時の胸部を通る横断面. Figs. 54-55. 53図とほぼ同時期の口陥部を通る縦断面—口陥背壁に大形の神経母細胞が認められる. Fig. 56. 腹部付属肢完成期の肛門陥を通る縦断面. Figs. 57-58. 腹部付属肢完成期の胚子の外部形態.

Fig. 59. 腹部付属肢完成期の胚子の外部形態. Fig. 60. 短縮期前の胚子の外部形態. Fig. 61. 60図と同時期の口陥部を通る横断面—口陥背壁から口胃神経組織が発達している. Fig. 62. 60図と同時期の肛門陥を通る横断面—マルピギー管原基の分化が見られる. Fig. 63. 60図よりやや進んだ時期の口陥を通る縦断面—口陥背壁の前方神経球が発達し、腹壁末端近くに食道下体が分化している. Fig. 64. 63図とほぼ同時期の頭部を通る横断面—触角と大腮の間に膜状骨前腕の陥入が見られる. Fig. 65. 63図とほぼ同時期の顎頭部を通る縦断面—大腮側甲の末端部が前方と後方に分化し始めている. Fig. 66. 63図とほぼ同時期の胸部を通る横断面. Fig. 67. 胚子短縮後期の頭胸部の外部形態. Fig. 68. 67図と同時期の腹部後方部および尾節の外部形態. Fig. 69. 67図とほぼ同時期の腮節部分を通る横断面—extensor mandibulaeの陥入が見られる. Fig. 70. 67図とほぼ同時期の顎部を通る縦断面. Fig. 71. 67図とほぼ同時期の腹部末端を通る縦断面—第10腹部神経球は背面に押し上げられている.









アオスジアゲハ黄斑型の記録

竹 東 正

高知市福井町 212の3

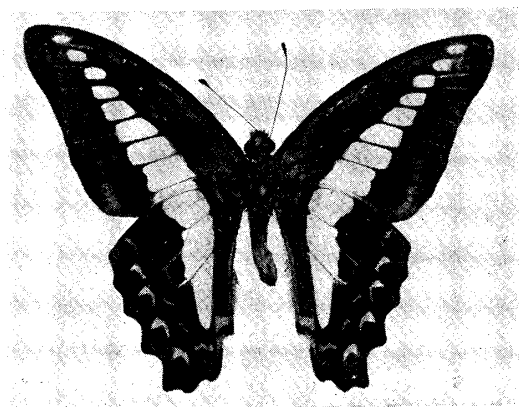


Fig. 1. *Graphium sarpedon nipponum* FRUHSTORFER アオスジアゲハ, 夏型, 黄斑型.

1 ♂ (前翅長 45mm), 高知県吾川郡諸木村 (現春野町), 25. viii. 1941, 徳下昭一氏採集.

正常型における後翅裏面の全ての赤色斑紋 (基部近くの前縁から $Sc+R_1$ 室に至る縦赤色斑紋, Cu_2 室, Cu_1 室, M_3 室及び M_2 室の中央付近にある外縁に平行する線状赤色斑紋, M_1 室から Rs 室の中間までの間の横脈上にある赤色斑紋) が完全に橙黄色斑紋となっている.

本種の赤斑型と黄斑型の関係は, ミカドアゲハの両型における鱗粉等の色彩の変化と全く同じ変化を示している. 本種黄斑型は, その後全く採集されていないことからして, 発生する機会がかなり少ないものと思える.

参 考 文 献

竹東正 (1965) 故橋本清美チョウ類コレクションについての若干の報告, げんせい, 15: 1~6.

ミカドアゲハ *Graphium doson albidum* WILEMAN には, 後翅裏面の斑紋が赤色のものと橙黄色のものがあることがよく知られているが, アオスジアゲハ *Graphium sarpedon nipponum* FRUHSTORFER の斑紋は赤色で, これまで橙黄色のものは知られていないようなので, ここに記録しておきたい.

なお, この標本は, (故) 橋本清美氏の蝶類コレクションに含まれているもので筆者が所蔵している.

発表にあたって, このコレクションの保管を託された高橋進氏, 岡本啓氏などの方々にお礼を申し上げるとともに, 採集者に敬意を表する.

1 ♂ (前翅長 43 mm), 高知県土佐郡鏡村川口, viii. 1940, 採集者不明 (Fig. 1)